УДК 593.121

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ РАКОВИНКИ ЦЕНТРОПИКСИД И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ТАКСОНОМИЧЕСКОМУ СОСТАВУ СЕМЕЙСТВА CENTROPYXIDAE (RHIZOPODA, TESTACEA)

М. Н. Дехтяр

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 5 мая 2008

Особенности морфологии раковинки и таксономический состав семейства Centropyxidae (Rhizopoda, Testacea). Дехтяр М. Н. — Рассмотрены модификации устьевой трубочки раковинки центропиксид, благодаря которым создаются различные внутренние структуры раковинки. Выделенные три типа внутреннего строения раковинки рассматриваются как признаки родового ранга. Обоснован новый род — *Armipyxis* gen. n. (типовой вид *Centropyxis discoides* Penard, 1902), в состав котрого включены *A. discoides* (Penard, 1902) comb. n., *A. mirabilis* (Bartoš, 1940) comb. n. (=*Centropyxis mirabilis* Bartoš, 1940) и *A. gasparella* (Chardez, Beyens, 1988) comb. n. (=*Centropyxis gasparella* Chardez et Beyens, 1988). Частично пересмотрен состав рода *Centropyxis*, два вида перемещены в состав рода *Paracentropyxis* Bonnet, 1961: *P. sylvatica* (Deflandre, 1929) comb. n. (=*Centropyxis sylvatica* Deflandre, 1929) и *P. matthesi* (Rauenbusch, 1987) comb. n. (=*Centropyxis matthesi* Rauenbusch, 1987).

Ключевые слова: Testacea, раковинные амебы, Centropyxidae, внутренняя структура, морфология, систематика.

The Peculiarities of Shell Morphology and Taxonomic Composition of the Family Centropyxidae (Testacealobosia, Rhizopoda) Dekhtjar M. N. — Modification of apertual invagination forming various internal shell structures observed in testate amoebae of the family Centropyxidae are discussed. Internal structures of three types are distinguished and treated as generic characters. The genus *Armipyxis* gen. n. is established (type species *Centropyxis discoides* Penard, 1902), to include *A. discoides* (Penard, 1902) comb. n.), *A. mirabilis* (Bartoš, 1940) comb. n. (=*Centropyxis mirabilis* Bartoš, 1940) and *A. gasparella* (Chardez, Beyens, 1988) comb. n. (=*Centropyxis gasparella* Chardez, Beyens, 1988). Composition of the genus *Centropyxis* is partially reconsidered, two species are transferred into the genus *Paracentropyxis* Bonnet, 1961: *P. sylvatica* (Deflandre, 1929) comb. n. (=*Centropyxis sylvatica* Deflandre, 1929) and *P. matthesi* (Rauenbusch, 1987) comb. n. (=*Centropyxis matthesi* Rauenbusch, 1987).

Key words: Testacea, testate amoebae, Centropyxidae, internal structure, morphology, systematics.

Введение

Традиционно система семейства базировалась на признаках внешнего строения однокамерной раковинки, и только род *Paracentropyxis* Bonnet, 1961 был выделен по признакам разделения полости раковинки на две части — основную камеру и предкамеру — поперечной диафрагмой, являющейся модификацией устьевой трубки. В результате этого таксономического решения, т. е. выделения рода по признакам внутренних структур, были в известной степени конкретизированы морфологические критерии, очерченные в формулировке первоначального диагноза *Centropyxis* Stein, 1857, а именно: «раковинка имеет единую полость, но иногда разрастающиеся стенки устьевой трубки срастаются с внутренней поверхностью стенки раковинки и оставляют для выхода псевдоподий несколько отдельных отверстий» (цит. по: Аверинцев, 1906).

После ряда перестроек, проводимых по мере конкретизации и уточнения плана строения тестацей, в результате которых из состава семейства Centropyxidae Deflandre, 1953 были выведены корненожки центростомного и криптостомного морфологических типов, и на их основе сформированы семейства Plagiopuyxidae Bonnet, 1959 и Trigonopyxidae Loeblich et Tappan, 1964, в нынешнем своем

составе семейство Centropyxidae объединяет корненожек, раковинка которых отвечает в целом плагиостомному типу строения.

Вследствие систематизации морфологических типов тестацей, в том числе по признакам внутренних структур (Bonnet, 1975), внутри плагиостомного типа были выделены так называемые плагиостомные простые, что соответствует простой однокамерной раковинке *Centropyxis*, плагиостомные с козырьком и криптостомные с козырьком. У двух последних типов значительно более сложно устроенная раковинка, нежели простая однокамерная, и по сути это раковинка, разделенная на две части поперечной диафрагмой. К этому типу, наряду с *Paracentropyxis* Л. Боннэ отнес некоторых *Centropyxis,* а именно *C. sylvatica* и *C. aerophila*. Различия между двумя последними состоят в вариациях внутреннего строения, а отличие *Paracentropyxis* от этих двух видов состоит, главным образом, в степени редукции наружного отверстия (Bonnet, 1975: 370).

Описанные к настоящему времени, в том числе с помощью методов электронной микроскопии, разнообразные внутренние структуры раковинки центропиксид позволяют проследить определенные тенденции в характере усложнения ее внутреннего строения. Как справедливо было отмечено Г. А. Коргановой (2003), имеющиеся на сегодня сведения о внутренних структурах Centropyxidae требуют соответствующей трактовки.

В настоящей работе была поставлена задача оценить таксономический вес признаков внутреннего строения плагиостомной раковинки Centropyxidae и определить их место в системе признаков семейства. В результате сравнительного анализа внутренней структуры некоторых центропиксид проведена частичная ревизия рода *Centropyxis*, выделен новый род и, таким образом, внесены некоторые коррективы в диагноз семейства Centropyxidae.

Результаты и обсуждение

Centropyxidae Deflandre, 1953

Д и а г н о з (с уточнениями на основе обсуждаемого ниже материала). Раковинка плагиостомная, однокамерная, двухкамерная или разделенная изнутри выростами устьевой трубочки, которые сращены (соединены) с дорсальной стенкой и образуют систему перегородок и полостей в переднеустьевой части раковинки. Симметрия билатеральная.

Разнообразие внутреннего строения раковинки *Centropyxis* проявляется в различных формах разрастания устьевой трубочки от простого воронкообразного ее углубления до образования диафрагмы, делящей полость раковинки. В комплексе различных модификаций устьевой трубочки, описанных у видов рода, можно выделить три варианта: 1) при разрастании устьевой трубочки ее проксимальная часть не срастается с дорсальной стенкой раковинки; 2) проксимальный конец устьевой трубочки разветвляется на несколько отростков, которые срастаются с дорсальной стенкой раковинки, при этом в полости раковинки образуется сложная система перегородок и внутренних отверстий; 3) разрастающаяся задняя стенка устьевой трубочки срастается с внутренней стенкой раковинки, что приводит к образованию разделительной диафрагмы с одним отверстием для выхода псевдоподий из основной части раковинки, а полость раковинки оказывается разделенной на предкамеру и основную камеру.

Первый морфологический тип раковинки *Centropyxis* объединяет виды, у которых при различных формах разрастания устьевой трубки не происходит сращения ее проксимальной части с внутренней стенкой раковинки. В случае относительно симметричного удлинения устьевой трубки она вытянута дорсально, раковинка обычно дорсовентрально уплощена, отверстие крупное, незначительно смещено к переднему краю раковинки, иногда над отверстием и собственно над устьевой трубкой дорсальная стенка образует небольшое вздутие (рис. 1, *1*). В варианте асимметричного разрастания устьевой трубочки удлиняется только ее задняя часть, которая в виде язычка тянется вглубь раковинки, более или менее загибаясь в сторону брюшка. Степень удлинения задней губы (т. е. продвижение ее в полость раковинки) различна, но при этом, как бы близко к дорсальной (или внутренней) стенке губа ни подходила, она не сращивается с нею. Этот тип внутреннего строения раковинки показан на электронограммах *Centropyxis aerophi-*

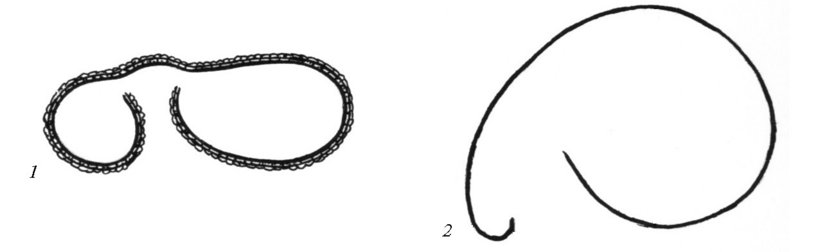


Рис. 1. Схема симметричного (*1 — Centropyxis ecornis*) и асимметричного (*2 — C. sphagnicola*) разрастания устьевой трубочки.

Fig. 1. Symmetrical (*1 — Centropyxis ecornis*) and non symmetrical (*2* — C. *sphagnicola*) apertual tube.

la v. *sphagnicola* (Rauenbusch, 1987; Foissner, Korganova, 2000). Раковинка таких *Centropyxis* обычно с хорошо развитым округлым или конусовидным брюшком, отверстие эксцентричное, иногда более или менее прикрыто передней губой (рис. 1, *2*).

Известны два вида *Centropyxis*, у которых достоверно установлено присутствие разделительной диафрагмы — это *C. matthesi* Rauenbusch, 1987 и *C. sylvatica* Deflandre*,* 1929. Электронограммы раковинок обоих видов и их описание даны в работе K. Рауэнбуша (Rauenbusch 1987). Приведем частично характеристики строения раковинки этих видов.

C. matthesi — «...раковинка разделена промежуточной стенкой на две камеры. Через внутреннее овальное отверстие основная камера сообщается с дополнительной камерой. Нижняя (задняя — прим. автора) губа внешнего отверстия втянута внутрь раковинки, одновременно она является частью края внутреннего отверстия. Наружный край нижней губы прямой, выложен крупными песчинками...» (Rauenbusch, 1987: 221—222, рис. 9—10, 14—17).

C. sylvatica — «...раковинка изнутри разделена на главную и дополнительную камеры, внутреннее отверстие овальное, псевдоподии могут выходить из основной камеры лишь через это отверстие. Наружное отверстие крупное» Rauenbusch, 1987: 223—224, рис. 11—13).

Внешние признаки разделения раковинки на две камеры отсутствуют у *C. matthesi* и имеются у *C. sylvatica,* у которого по линии диафрагмы с наружной стороны дорсальной стенки проходит бороздка, отделяющая уплощенную предкамеру от выпуклой базальной части раковинки.

Внутреннее строение раковинок этих двух видов *Centropyxis* обнаруживает очевидное сходство с внутренней структурой двухкамерной раковинки *Paracentropyxis mimetica* Bonnet, 1961, типового вида рода *Paracentropyxis*. Так, разделительная диафрагма раковинки *P. mimetica* имеет одно отверстие для выхода псевдоподий из основной камеры, задняя губа наружного отверстия загнута внутрь раковинки и одновременно является частью внутреннего отверстия, наружный край задней губы усилен скелетом, усиливающим область псевдостома. При этом важно подчеркнуть, что формирование диафрагмы и разделение полости раковинки *P. mimetica* является следствием модификации задней стенки устьевой трубки (Bonnet, 1961: 6—24, табл. 1, рис. 1, F), как это показано для *C. matthesi* и *C. sylvatica*. Внешние признаки двухкамерного строения раковинки *P. mimetica* имеются (рис. 2, *1—3*).

Таким образом, рассматриваемые три вида Centropyxidae обладают общими признаками, которые обусловлены двухкамерным строением раковинки, разделенной поперечной диафрагмой, и способом формирования последней на основе модификации (разрастания) задней стенки устьевой трубки. Особенностью разделительной диафрагмы является также одно отверстие, через которое

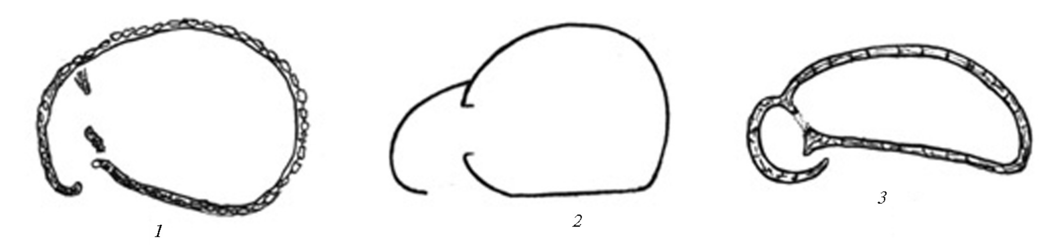


Рис. 2. Схема двухкамерного строения раковинки: *1 — Paracentropyxis matthesi; 2 — P. sylvatica; 3 — P. mimetica*.

Fig. 2. Double chambered Shell of some species belonging to family Centropyxidae. *— Paracentropyxis matthesi; 2 — P. sylvatica; 3 — P. mimetica.*.

осуществляется выход «единственной вершинной псевдоподии в сторону продвижения корненожки» (Bonnet, 1975). Следовательно, логично объединить в составе рода *Paracentropyxis* те виды семейства Centropyxidae, которые соответствуют описанному выше морфологическому типу. Таким образом, предлагается переместить виды *C. sylvatica* и *C. matthesi* в род *Paracentropyxis*, выведя их из рода *Centropyxis*.

Paracentropyxis Bonnet, 1961

Типовой вид: *Paracentropyxis mimetica* Bonnet, 1961.

Диагноз (уточненный)**.** Раковинка плагиостомная, разделенная на основную камеру и предкамеру диафрагмой с одним отверстием, которое соединяет между собой обе части раковинки и служит для выхода псевдоподий из основной камеры. Наружное отверстие раковинки овальное или щелевидное, смещено к переднему краю. Наружные признаки двухкамерного строения раковинки есть или отсутствуют. Раковинка покрыта песчинками, которые вмонтированы в органический каркас.

В состав рода включены виды *Paracentropyxis sylvatica* (Deflandre, 1929) comb. n. (=*Centropyxis sylvatica* Deflandre, 1929) и *Paracentropyxis matthesi* (Rauenbusch, 1987) comb. n. (=*Centropyxis matthesi* Rauenbusch, 1987) по признакам разделения раковинки диафрагмой с одним отверстием.

Третий морфологический тип объединяет виды с таким разрастанием устьевой трубочки, при котором ее проксимальные отростки сращиваются с дорсальной стенкой раковинки. Эти признаки достоверно прослеживаются у трех видов рода: *Centropyxis discoides* Penard, 1902; *C. gasparella* Chardez et Beyens, 1988; *C. mirabilis* Bartoš, 1940. Для первых двух видов имеются электронограммы (Netzel, 1975; Chardez, Beyens, 1988; Дехтяр, 1998), благодаря чему внешние признаки раковинки и ее внутренние структуры достаточно хорошо очерчены. Для *C. mirabilis* мы пользуемся описанием вида и его рисунками (Bartoš, 1954: 117; Decloitre, 1979: 169, рис. 81, с. 185).

Раковинки рассматриваемых трех видов имеют типичное для центропиксид строение — это органический каркас с вмонтированными в него ксеносомами (минеральными частицами). Наружные признаки, указывающие на присутствие внутренних структур, отмечены только для раковинки *C. discoides* — это небольшие щелевидные углубления в наружной части дорсальной стенки, соответствующие месту прикрепления отростков устьевой трубочки.

Специфичность внутреннего строения раковинки вышеописанных видов состоит в следующем: во-первых, модификации устьевой трубочки происходят в ее передней или переднебоковых стенках; во-вторых, внутренние отверстия, очевидно, не связаны с выходом псевдоподий из основной камеры. Следовательно, внутренние структуры раковинки этих видов не гомологичны таковым ни у

Paracentropyxis, ни у *Centropyxis,* у которых внутренние структуры формируются в результате модификаций задней стенки устьевой трубочки. Таким образом, обсуждаемые три вида обладают общими признаками и демонстрируют особое направление в морфоэволюционном развитии раковинки центропиксид. На этом основании мы объединяем их в рамках описываемого ниже нового рода.

Armipyxis Dekhtiar, **gen. n.**

Типовой вид: *Centropyxis discoides* Penard, 1902.

Описание. Раковинка дорсовентрально более или менее уплощена. Отверстие крупное, незначительно смещено к переднему концу раковинки. Передние или переднебоковые стенки устьевой трубочки вытянуты дорсально, проксимально разделены на несколько отростков, которые соединены с дорсальной стенкой раковинки, что приводит к образованию внутри раковинки сложной системы перегородок. Шипики есть или отсутствуют.

В состав рода по признакам внутренней структуры раковинки включены 3 вида: *A. discoides* (Penard, 1902) comb. n. (=*Centropyxis discoides* Penard, 1902), *A. mirabilis* (Bartoš, 1940) comb. n. (=*Centropyxis mirabilis* Bartoš, 1940) и *A. gasparella* (Chardez, Beyens, 1988) comb. n. (=*Centropyxis gasparella* Chardez, Beyens, 1988) Первые два вида встречаются на территории Украины, а третий — зарегистрирован в Канадской Арктике.

Трактовку функциональной роли модификаций передней стенки устьевой трубки пока затруднительно дать, но можно считать, что образование проксимальных отростков и сращивание их с дорсальной стенкой раковинки в целом усиливает конструкцию последней. Поэтому в названии рода отражается идея укрепления конструкции раковинки за счет ее внутренних структур.

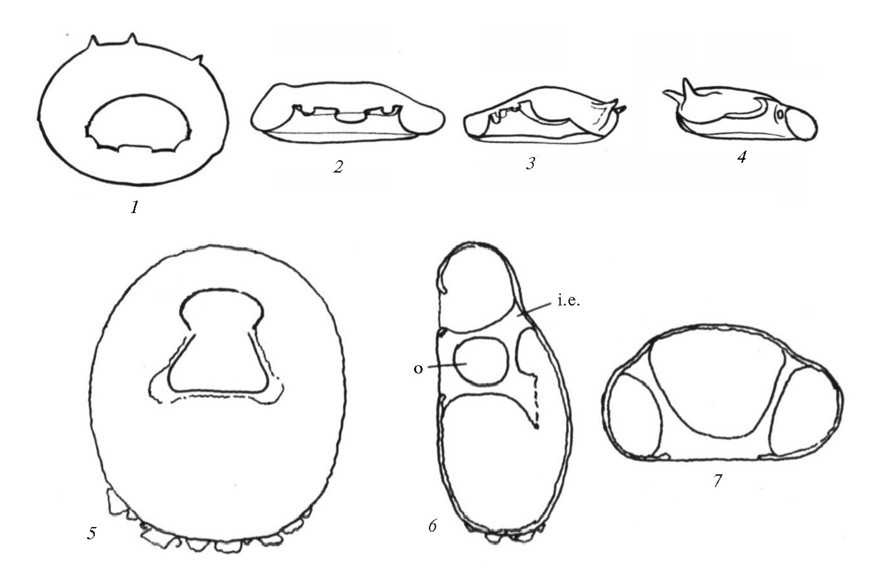


Рис. 3. Схема проксимальных отростков устьевой трубочки, срастающихся с дорсальной стенкой раковинки: *1—4* — *Armipyxis discoides* (по: Netzel, 1975): *1* — вентрально, *2* — трансверсально, *3—4* — латерально (*3* — левая сторона, *4* — правая сторона); *5—7* — *Armipyxis gasparella* (Chardez, Beyens, 1988): *5* — вентрально, *6* — латерально (о. — отверстие в боковой стенке устьевой трубочки; i. e. — проксимальный отросток), *7* — трансверсально.

Fig. 3. Internal extensions of the apertual tube that grow together with inner dorsal wall of shell: *1—4* — *Armipyxis discoides* (Netzel, 1975): *1* — apertual view, *2* — cross section, showing the four internal extensions, *3* — left lateral view, *4* — right lateral; 5—7 — *Armipyxis gasparella* (Chardez, Beyens, 1988): *5* — apertual view, *6—7* — cross section showing the two internal extensions (an internal extension (i. e.), perforated by an oval opening (o.) is pictured).

Armipyxis discoides (Penard, 1902) **comb. n.**

Centropyxis discoides Penard, 1902

Раковинка дорсовентрально уплощена, брюшко по сравнению с передней частью вздуто незначительно, со стороны отверстия раковинка почти круглая. Отверстие крупное, круглое, незначительно смещено к переднему краю раковинки. Передняя стенка устьевой трубочки вытянута дорсально, ее проксимальная часть разделена на четыре отростка, которые сращены с дорсальной стенкой раковинки (рис. 3, *1–4*). В результате в передней предустьевой части раковинки образуется дополнительная полость, которая сообщается с основной камерой посредством трех отверстий собственно перегородок и двух боковых выходов — отверстий, образующихся благодаря тому, что загибающаяся стенка устьевой трубочки не срастается с латеральными стенками раковинки. Расположение отверстий в предустьевой части раковинки позволяет считать, что они не используются при выходе псевдоподий из основной камеры.

Armipyxis gasparella (Chardez et Beyens, 1988) **comb. n.**

Centropyxis gasparella Chardez et Beyens, 1988

«Раковинка со стороны отверстия почти круглая, равномерно дорсовентрально уплощена, донышко округлое, отверстие крупное трапециевидное. Боковые стенки устьевой трубочки преобразованы в два широких внутренних выроста, которые достигают дорсальной стенки и сращиваются с ней. В стенке каждого из выростов устьевой трубочки есть по одному овальному отверстию» (Chardez, Beyens, 1988: 337, рис. 1, *4, 6*; рис. 2 (A–C); 341). Из рисунка раковинки видно, что проксимальная часть каждого из выростов трубочки разделена на два небольших столбика, сросшихся с дорсальной стенкой раковинки (рис. 2, *5–7*). Таким образом, внутри раковинки этого вида образуется система полостей, сообщающихся между собой через внутренние отверстия. Расположение внутренних перегородок и отверстий дает основание предположить, что выход псевдоподий из раковинки происходит непосредственно через наружное отверстие, минуя внутренние.

Armipyxis mirabilis (Bartos, 1940) **comb. n.**

Centropyxis mirabilis Bartoš, 1940

«При взгляде сверху раковинка эллипсовидная, отверстие крупное, круглое, эксцентрично расположено, в его задней части укреплено крупными песчинками. Передняя часть устьевой трубочки вытянута в виде мостика в направлении к дорсальной стенке. Основание мостика широкое, затем его стороны симметрично изгибаются и мостик сужается, после чего расширяется вновь и проксимальная часть его, разделенная на два отростка, срастается с внутренней стороной дорсальной стенки» (Bartoš, 1954: 117). В результате в передней части раковинки образуется полость, отделенная перегородкой, образующей три внутренних отверстия. В этом варианте модификаций устьевой трубочки внутренние отверстия раковинки также не связаны с выходом псевдоподий.

Centropyxis Stein, 1857

Типовой вид: *Arcella aculeata* Ehrenberg, 1838.

Переописание. Раковинка однокамерная, ее форма разнообразна — от уплощенной до клиновидно вытянутой. Устьевая трубочка имеет форму простого углубления вентральной стенки раковинки или модифицирована, но ее выросты не сращиваются с внутренней дорсальной стенкой раковинки. Отверстие расположено эксцентрично, его форма разнообразна.

Обсуждение. В пределах рода *Centropyxis* мы предлагаем оставить корненожек с однокамерной раковинкой и таким строением устьевой трубочки, при котором возможные ее модификации не затрагивают дорсальной стенки раковинки. Тем не менее, род *Centropyxis* остается гетерогенным. Многочисленные виды, объединенные в его составе, при однотипном плане строения существенно различаются по ряду признаков. Однако определяющим признаком рода является единая (одна) полость раковинки.

Таким образом, в семействе Centropyxidae достаточно четко прослеживаются пути модификации и усложнения строения раковинки от простой однокамерной плагиостомной формы к двухкамерной раковинке, разделенной поперечной диафрагмой с одним отверстием, через которое осуществляется выход псевдоподий, и к раковинке, разделенной в переднеустьевой части системой перегородок, которые образуют своего рода каркас, укрепляющий конструкцию раковинки. Расположение отверстий внутри перегородок не предполагает использование их для выхода псевдоподий.

Аверинцев С. В. Rhizopoda пресных вод // Тр. Императ. С.-Пб. об-ва естествоиспытателей. — 1906. — **36**, вып. 2. — 400 с.

Дехтяр М. Н. Новый вид раковинных амеб семейства Centropyxidae (Testacealobosia, Rhizopoda) // Зоол. журн. — 1998. — **77,** № 2. — С. 237–239.

Корганова Г. А. Адаптивные морфологические структуры и эволюция почвенных раковинных амеб // Зоол. журн. — 2003. — **82**, № 2. — С. 197–214.

Bartoš E. Koreňonožce radu Testacea. — Bratislava : Vydatelstvo slovenskej Academie vied, 1954. — 191 s.

Bonnet L. Caracteres genereaux des populations thecamoebiennes endogus // Pedobiologia. — 1961. — **1**, H. 1. — S. 6–24.

Bonnet L. Types morphologiques, ecologie et evolution de la Theque ches les Thecamoebiens // Protistologica. — 1975. — **11**, N 3. — P. 363–378.

Chardez D, Beyens L. Centropyxis gaspsrella sp. nov. and Parmulina louisi sp. nov. New Testate Amoebae from the Canadian Hight Arctic (Devon, Island, NWT) // Arch. Protistenkunde. — 1988. — **136**, N 4. — P. 337–344.

Decloitre L. The Genus Centropyxis. II. Supplement to the monograph from 1929 // Arch. Protistenkunde. — 1979. — **121**, N 1–2. — P. 162–192.

Foissner W., Korganova G. A. The Centropyxis aerophila Complex (Protozoa: Testacea) // Acta Protozoologica. — 2000. — **39**, N 4. − P. 250–273.

Netzel H. Morphologie und Ultrastructur von Centropyxis discoides (Rhizopoda, Testacea // Arch. Protistenkunde. — 1975. — **117**, N 4. — S. 369–392.

Rauenbusch K. Biologie und feinstruktur (REM-untersuchungen) ferrestrischer Testaceen in Waldboden (Rhizopoda, Protozoa) // Arch. Protistenkunde. — 1987. — **134,** N 2–3. — S. 191–294.